Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. | 16 | 71—81 | München, 25. 10. 1976

Cricetus major WOLDŘICH (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1

Ein Beitrag zur Phylogenie und Systematik der pleistozänen Großhamster

Von VOLKER FAHLBUSCH[1])

Mit 1 Abbildung, 1 Tabelle und Tafel 4—5

Zusammenfassung

Eine aus 154 Einzelzähnen bestehende Population eines Großhamsters aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1 bei Eichstätt wird beschrieben und mit einer Population des rezenten *Cricetus cricetus* aus Rheinhessen verglichen. Die Petersbucher Form ist durch einige morphologische Merkmale — insbesondere zahlreiche Sekundärgrate an den letzten Molaren — gegenüber dem rezenten Hamster zu stark spezialisiert, um als dessen direkter Vorläufer gelten zu können; sie stellt eine eigene Art dar. Sowohl mit *Cricetus runtonensis* wie *Cr. major* sind die Übereinstimmungen so weitgehend, daß sie — aus Prioritätsgründen — als *Cricetus major* zu bezeichnen ist.

Summary

From the Middle Pleistocene fissure filling Petersbuch 1 near Eichstätt a population (154 isolated teeth) of a large hamster is described. It is compared to a population of the recent *Cricetus cricetus* from Rheinhessen, from which the Petersbuch form is distinguished metrically and morphologically so much that it has to be regarded as separate species. By morphological features — especially numerous additional elements in the last molars — it may be excluded from the direct line guiding to the recent *Cricetus cricetus*. It is closely related to *Cricetus runtonensis* as well as *Cr. major*, and has — for priority reasons — to be assigned to *Cricetus major*.

1. Einleitung

Seit dem vorigen Jahrhundert sind aus pleistozänen Säugetierfaunen Reste großwüchsiger Hamster bekannt, welche dem rezenten *Cricetus cricetus* nahe verwandt sind, sich aber von ihm durch die auffallend großen Maße deutlich unterscheiden. Sie wurden — überwiegend durch Gebißreste belegt — zunächst als Unter-

---

[1]) Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, 8000 München 2.

arten des Hamsters beschrieben und teils als *Cricetus cricetus major*, teils als *Cr. cr. runtonensis* bezeichnet. Mehrere Autoren haben sich mit der Taxonomie und Nomenklatur dieser Gruppe befaßt, ohne daß auf die Frage nach den stammesgeschichtlichen Beziehungen zum rezenten Hamster näher eingegangen wurde.

KURTÉN (1960) glaubte zeigen zu können, daß es in der Entwicklung mehrerer Reihen von pleistozänen Cricetiden eine Klima-bedingte, mehrfache Größenzunahme und -abnahme gegeben habe, in der große Varianten den Kaltzeiten, kleinere den Warmzeiten zuzuordnen seien. Er stützte sich dabei auf die in der Literatur enthaltenen Angaben über Zahnreihenlängen. In *Cricetus cricetus major* sah er den direkten Vorläufer des rezenten *Cricetus cricetus*, während der ältere *Cricetus runtonensis* als eigene Art geführt wird, über dessen verwandtschaftliche Beziehungen zu *Cricetus cricetus* (incl. *major*) keine direkten Angaben gemacht wurden.

Die reiche Kleinsäugerfauna von Petersbuch 1 bei Eichstätt lieferte eine neue, kleine Population eines großwüchsigen Hamsters. An den Objekten fielen einige morphologische Besonderheiten der Zahnkronen auf, welche bisher nicht beschrieben worden waren und zu einer erneuten Beschäftigung mit dem Problem der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den pleistozänen und rezenten Arten bzw. Unterarten der Gattung *Cricetus* anregten: Ist der rezente *Cricetus cricetus* ein direkter Nachkomme des bzw. eines der beiden pleistozänen Großhamster, oder stellen jene eine oder mehrere eigenständige, ausgestorbene Taxa dar?

Nach dem Vergleich mit einer rezenten Population von *Cricetus cricetus* aus Rheinhessen bereitete die Untersuchung pleistozäner Populationen bereits bekannter Fundstellen erhebliche Schwierigkeiten, und mit der Bereitstellung einzelner weniger Vergleichsobjekte war nicht gedient. Um die von Herrn Prof. Dr. F. HELLER, Erlangen, angekündigte Bearbeitung der fossilen Materialien abzuwarten, stellte ich eine weitere Untersuchung der zuvor aufgeworfenen Frage vorerst zurück. Da inzwischen mehr als 10 Jahre vergangen sind, möchte ich — obwohl von anderer Seite die vorhandenen reichen *Cricetus*-Populationen noch nicht beschrieben wurden — die durch das Petersbucher Material angeregte Problemstellung mit dessen Beschreibung nunmehr zur Diskussion stellen, wenn auch nicht auf der eigentlich erforderlichen Grundlage der Berücksichtigung umfangreicher Vergleichskollektionen. Ich hoffe, hiermit eine erneute Beschäftigung mit dem durch KURTÉN aufgeworfenen Fragenkomplex auf materialmäßig breiterer Grundlage anzuregen.

Die Fauna von Petersbuch 1 wurde inzwischen durch v. KOENIGSWALD (1970) beschrieben und in das untere Mittelpleistozän eingestuft. Sie entstammt einem waldigen Biotop, in dem „Anzeiger eines kalten Klimas fehlen" (v. KOENIGSWALD 1970, S. 429).

Das *Cricetus*-Material aus Petersbuch besteht aus 154 isolierten Backenzähnen (neben zahlreichen Fragmenten und einem zahnlosen Mandibel-Bruchstück). Im Gegensatz zu den Cricetiden anderer Fossilfundstellen, deren Kleinwirbeltiere meist aus Gewöllen stammen, sind in Petersbuch die hinteren Molaren häufiger als die vorderen. Das hat seinen Grund in den relativ langen Wurzeln und der im Bereich der Synklinalen vergleichsweise zerbrechlichen Krone; der etwas mürbe Erhaltungszustand der Zähne trug zu einem Zerbrechen gerade der vorderen, langen Molaren bei.

Die Messung der Zähne erfolgte unter einem Leitz-Stereo-Mikroskop mit Hilfe eines Okularmaßstabs. Abweichend von anderen Cricetiden-Arbeiten des Verfassers wurde bei den M^1 wegen deren besonderem Umriß nicht die größte zu er-

mittelnde Gesamtbreite der Krone angegeben, sondern die größte der drei möglichen Breiten (entsprechend der dreiteiligen Krone), die im mittleren oder hinteren Lobus liegen kann.

Das Material von Petersbuch 1 wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (BSM) unter der Inventarnummer 1963 XIV aufbewahrt. Die zum Vergleich herangezogene Population von 59 Schädeln mit Unterkiefern von *Cricetus cricetus* stammt aus Rheinhessen (Raum Alzey—Mainz) und wird in der Zoologischen Staatssammlung in München (ZSM) aufbewahrt.

Herrn Dr. Th. Haltenorth, Zoologische Staatssammlung München, danke ich für die Ausleihe des rezenten Vergleichsmaterials. Ferner bin ich Frau Dr. G. Daxner-Höck und den Herren Prof. Dr. R. Dehm, Dr. O. Fejfar, Dr. W. v. Koenigswald und Prof. Dr. K. Kowalski für anregende Diskussionen und die Bereitstellung einzelner Vergleichsobjekte zu Dank verpflichtet.

2. Das Material von Petersbuch 1 und der Vergleich mit dem rezenten *Cricetus cricetus*

Die Backenzähne des Petersbucher Hamsters zeigen im Grundbauplan das von *Cricetus cricetus* gewohnte Bild, so daß nur auf die von diesem abweichenden Besonderheiten eingegangen werden soll.

Untere Molaren (Taf. 4): Die Seitenränder der Krone des M_1 konvergieren nach vorne zu weniger stark als beim rezenten *Cricetus cricetus,* das vordere Höckerpaar steht weniger eng zusammen, und der Vorderrand der Krone zeigt einen gleichmäßig gerundeten Verlauf. Die Synklinalen der Petersbucher Zähne — besonders deutlich am M_1 — sind breit-muldenförmig, beim rezenten Hamster stärker eingetieft. Am M_2 von Petersbuch besteht zwischen Protoconid und Hypoconid ein deutlich durchlaufender Verbindungsgrat, während bei *Cricetus cricetus* oft eine leichte Einschnürung oder gar Unterbrechung zu beobachten ist. Im Zentrum des M_2 besteht an mehreren M_2 ein geschlossener runder Trichter, der vom rückwärts umgebogenen Mesolophid, dem Längsgrat und der Nachjochkante gebildet wird. An 14 M_2 beobachtet man am Vorderabhang des Posterolophids einen gegen das Entoconid gerichteten Wulst oder Sporn, der an fünf Zähnen zu einem Verbindungsgrat zwischen Posterolophid und Entoconid wird (Taf. 4, Fig. 3, 5), wodurch die hinter dem Entoconid liegende Synklinale unterteilt wird. Die M_3 von Petersbuch besitzen alle ein relativ kräftiges Entoconid.

Besonders auffallend aber ist die große Zahl sekundärer Sporne und Grate, welche am M_1 fehlen, am M_2 nur selten zu beobachten sind, am M_3 aber in so großer Zahl auftreten, daß sie bei der überwiegenden Zahl der Zähne der Krone ein bizarres Aussehen verleihen. Die Außenwände der Haupthöcker bleiben meist glatt, aber an den Innenwänden und Verbindungsgraten befindet sich eine wechselnde Anzahl von Spornen und Graten, die völlig ungeordnet auftreten und keine bevorzugten Ansatzstellen erkennen lassen. Die Zahl dieser Sekundärbildungen beträgt bei einigen Zähnen 2—5 (Taf. 4, Fig. 7—9), steigt aber an manchen Kronen bis auf 15 an (Taf. 4, Fig. 10—14), wobei sie im hinteren Teil der Krone häufiger sind als im vorderen. Bei *Cricetus cricetus* konnte ich solche Zusatzgrate nicht beobachten; le-

diglich geringfügige Einschnürungen des Hypoconid-Vorderarmes sind festzustellen (Taf. 4, Fig. 16).

O b e r e M o l a r e n (Taf. 5): Der M^1 besteht aus drei Höckerpaaren, von denen das vordere nur geringfügig schmäler ist als das mittlere (vgl. Tab. 1, S. 75). Diese Dreiteilung wird noch dadurch unterstrichen, daß die Ränder der Krone im Bereich der Synklinalen eingebuchtet sind und das vordere und das hintere Höckerpaar gegenüber dem mittleren mehr oder minder deutlich labialwärts versetzt sind (Taf. 5, Fig. 2—3); bei *Cricetus cricetus* ist der Verlauf des labialen Kronenrandes gerade. Die für den rezenten *Cricetus cricetus* so typische Ausbildung der rautenförmigen Trichter in der Mitte eines jeden Höckerpaares ist in Petersbuch sehr undeutlich (am klarsten noch im vorderen Höckerpaar), da die vordere Verbindung zwischen einander gegenüberliegenden Höckern relativ kurz und niedrig ist oder auch gänzlich unterbrochen sein kann. An den M^2 ist die Gestalt der Rauten-Trichter ähnlicher derjenigen von *Cricetus cricetus,* erreicht aber auch noch nicht die Deutlichkeit wie bei jenem.

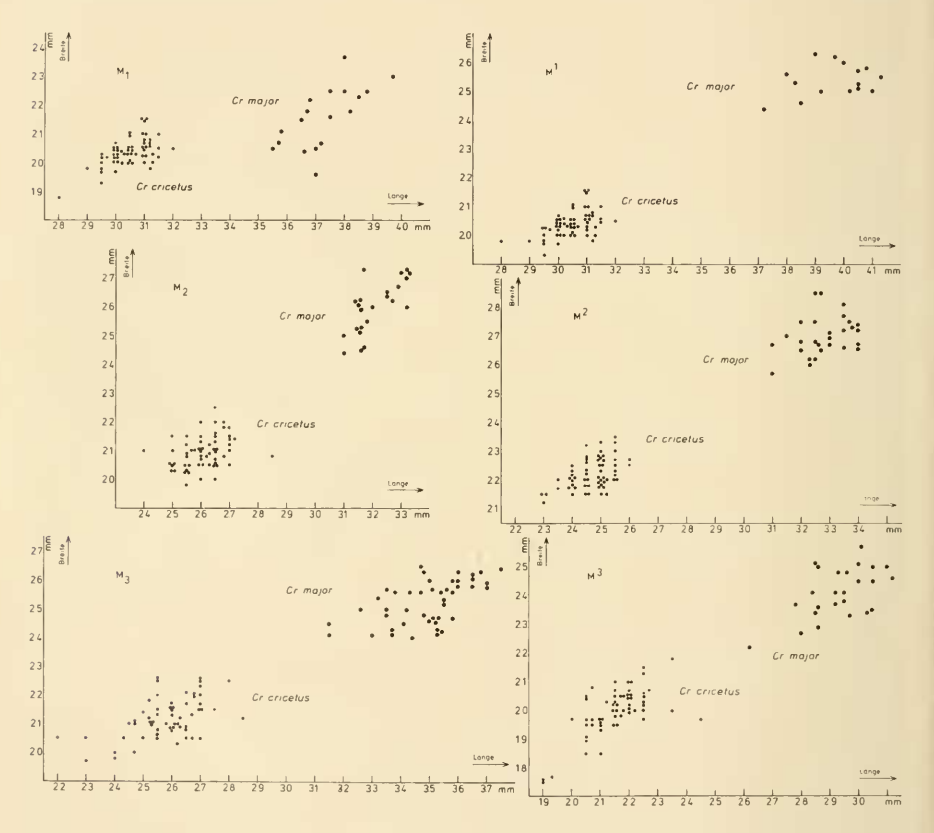


Abb. 1: Längen-Breiten-Diagramme für 154 Molaren von *Cricetus major* WOLDŘICH aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1 bei Eichstätt. Zum Vergleich die entsprechenden Werte einer Population von 59 Individuen von *Cricetus cricetus* L., rezent, aus Rheinhessen.

Tabelle 1: Variationsstatistische Werte für *Cricetus major* von Petersbuch 1, zum Vergleich in Klammern die entsprechenden Werte für eine Population von *Cricetus cricetus* (n = 59) aus Rheinhessen.

		Länge	vordere Breite	hintere Breite	Breite des vorderen Höckerpaares
M^1	VB	3,55 —3,97 (2,85 —3,12)	1,82 —2,18 (1,58 —1,85)	1,98 —2,37 (1,70 —1,95)	
	M	3,73 ±0,019 (2,97 ±0,008)	2,04 ±0,021 (1,70 ±0,007)	2,17 ±0,025 (1,80 ±0,007)	
	σ	0,082 ±0,014 (0,062 ±0,006)	0,090 ±0,015 (0,057 ±0,005)	0,104 ±0,017 (0,057 ±0,005)	
n = 18	V	2,18 ±0,36 (2,10 ±0,19)	4,42 ±0,74 (3,36 ±0,31)	4,81 ±0,80 (3,17 ±0,29)	
M^2	VB	3,10 —3,32 (2,40 —2,72)	2,44 —2,73 (1,98 —2,22)	2,38 —2,72 (1,97 —2,25)	
	M	3,20 ±0,015 (2,60 ±0,009)	2,59 ±0,019 (2,09 ±0,007)	2,58 ±0,018 (2,08 ±0,008)	
	σ	0,070 ±0,010 (0,068 ±0,006)	0,088 ±0,013 (0,056 ±0,005)	0,087 ±0,013 (0,062 ±0,006)	
n = 23	V	2,17 ±0,32 (2,59 ±0,25)	3,42 ±0,50 (2,70 ±0,25)	3,39 ±0,50 (2,97 ±0,27)	
M^3	VB	3,20 —3,75 (2,20 —2,85)	2,40 —2,65 (1,97 —2,26)	2,05 —2,45 (1,67 —2,00)	
	M	3,50 ±0,013 (2,59 ±0,015)	2,52 ±0,011 (2,11 ±0,009)	2,24 ±0,015 (1,85 ±0,009)	
	σ	0,129 ±0,013 (0,113 ±0,010)	0,075 ±0,008 (0,071 ±0,007)	0,099 ±0,010 (0,067 ±0,006)	
n = 45	V	3,69 ±0,39 (4,35 ±0,40)	2,97 ±0,31 (3,35 ±0,31)	4,10 ±0,43 (3,61 ±0,33)	
M_1	VB	3,72 —4,13 (2,80 —3,20)	2,44 —2,60 (1,93 —2,15)	2,42 —2,60 (1,92 —2,15)	2,20 —2,40 (bei *Cricetus*
	M	3,96 ±0,032 (3,04 ±0,009)	2,52 ±0,043 (2,02 ±0,006)	2,51 ±0,014 (2,03 ±0,006)	2,31 ±0,018 *cricetus* nicht
	σ	0,125 ±0,023 (0,071 ±0,007)	0,043 ±0,008 (0,048 ±0,005)	0,051 ±0,009 (0,046 ±0,004)	0,068 ±0,013 exakt
n = 15	V	3,16 ±0,58 (2,34 ±0,22)	1,72 ±0,31 (2,39 ±0,22)	2,05 ±0,37 (2,26 ±0,21)	2,96 ±0,68 meßbar)
M_2	VB	3,10 —3,40 (2,30 —2,60)	2,57 —2,85 (2,12 —2,35)	2,40 —2,67 (bei *Cricetus*	
	M	3,28 ±0,017 (2,47 ±0,009)	2,70 ±0,013 (2,22 ±0,007)	2,52 ±0,013 *cricetus* nicht	
	σ	0,087 ±0,012 (0,070 ±0,007)	0,068 ±0,009 (0,053 ±0,005)	0,071 ±0,010 exakt	
n = 28	V	2,66 ±0,36 (2,85 ±0,26)	2,52 ±0,34 (2,38 ±0,22)	2,82 ±0,38 meßbar)	
M_3	VB	2,62 —3,12 (1,90 —2,45)	2,22 —2,57 (1,75 —2,18)		
	M	2,93 ±0,022 (2,15 ±0,014)	2,41 ±0,017 (2,00 ±0,011)		
	σ	0,111 ±0,016 (0,102 ±0,014)	0,087 ±0,012 (0,085 ±0,008)		
n = 28	V	3,79 ±0,54 (4,76 ±0,44)	3,62 ±0,51 (4,26 ±0,39)		

Alle Maßangaben in Millimetern
VB = Variationsbreite, M = Mittelwert, σ = Standardabweichung, V = Variabilitätskoeffizient
Die Werte für n (= Anzahl der Objekte) in der linken Spalte beziehen sich nur auf *Cricetus major* von Petersbuch

Wie bei den Unterkieferzähnen ist auch im Maxillargebiß — am M^2 gelegentlich, am M^3 häufig — eine wechselnde Zahl zusätzlicher Sporne oder Grate vorhanden, von deren starker Variabilität die auf Taf. 5, Fig. 7—12 abgebildeten Objekte einen Eindruck vermitteln.

M a ß e u n d P r o p o r t i o n e n : Die Maße aller Einzelzähne sind in den Längen-Breiten-Diagrammen (Abb. 1) enthalten und dort auch den wesentlich niedrigeren Maßen der rezenten Population gegenübergestellt. Auch bei größeren Stückzahlen würden sich die Variationsbereiche nicht oder höchstens randlich überschneiden. Die Maße der Einzelzähne der Petersbucher Form stimmen auf Grund der Vergleiche mit den mir zugänglichen Objekten von *Cricetus major* bzw. *Cr. runtonensis* etwa überein; leider sind in der Literatur meist nur die Werte für Zahnreihen angegeben.

Zusätzlich zu den Diagrammen sind in der Tabelle 1 (S. 75) die variationsstatistischen Werte für beide Populationen gegenübergestellt. Aus den Variabilitätskoeffizienten ergibt sich, daß die Zähne von Petersbuch sicher einer einheitlichen Population angehören; z. T. liegen die Werte sogar unter denen der rezenten Vergleichspopulation. Ferner sei auf die relativ große Breite des vorderen Höckerpaares des M^1 hingewiesen, die von manchen Autoren als typisch für *Cricetus runtonensis* bezeichnet wurde (Newton 1909, S. 110; Heller 1930, S. 263—264, und 1958, S. 42); bei *Cricetus cricetus* ist diese Breite nicht meßbar, da der Lingualrand der Krone vom Protoconus aus schräg nach vorne verläuft.

Schließlich ist auf die Unterschiede in den Proportionen der drei Molaren hinzuweisen. Berechnet aus den Mittelwerten der Längen ergeben sich — bei M_2 bzw. $M^2 = 1$ gesetzt — folgende Verhältnisse:

	M_1 : M_2 : M_3	M^1 : M^2 : M^3
Petersbucher Großhamster:	1,16 : 1 : 1,1	1,21 : 1 : 0,89
Cricetus cricetus, rezent:	1,14 : 1 : 0,99	1,23 : 1 : 0,87

Gemessen am zweiten Molaren sind in Petersbuch sowohl der M_1 und M^3, besonders aber der M_3 relativ länger als bei der rezenten Art, welche demgegenüber einen verhältnismäßig langen M^1 besitzt. Die entsprechenden Werte anderer Populationen, aus denen etwaige Entwicklungstendenzen ersichtlich würden, waren mir leider nicht zugänglich.

3. Zur Taxonomie des Petersbucher Hamsters

Mit dem morphologischen und metrischen Vergleich zwischen dem mittelpleistozänen Großhamster von Petersbuch und dem rezenten europäischen *Cricetus cricetus* stellt sich die Frage nach der taxonomischen Bewertung der Unterschiede. Dabei kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei dem Material aus der Petersbucher Spaltenfüllung um eine einheitliche Population handelt: Die Variabilitätskoeffizienten ergaben die hierfür erforderlichen Werte, die teilweise sogar unter denjenigen der rezenten Vergleichspopulation liegen; auch die beobachtete morphologische Variabilität spricht nicht dagegen.

Die Maße der Petersbucher Molaren übersteigen die des rezenten Hamsters um mehr als 25 %, beim M_3 sogar bis über 30 %. Das sind Differenzbeträge, wie sie

zwischen rezenten Unterarten von *Cricetus cricetus* bei weitem nicht erreicht werden (vgl. KURTÉN 1960, S. 19). In den Zahnlängen-Proportionen sind ebenfalls deutliche Unterschiede feststellbar, wobei vor allem der relativ lange M_3 der Petersbucher Form auffällt.

Noch stärker fallen die morphologischen Unterschiede ins Gewicht: Der wellige Verlauf des Kronenumrisses und die labialwärts gerichtete Verschiebung des vorderen und hinteren Höckerpaares am M^1, die noch unvollkommenen Rautentrichter am M^1 (und M^2) und die stets deutliche Gratverbindung zwischen den vorderen und hinteren Höckern des M_2 seien als auffallende Merkmale der Petersbucher Form gegenüber *Cricetus cricetus* genannt. Am markantesten jedoch für Petersbuch ist die ungewöhnlich große Zahl von Sekundärgraten an den M_3 und M^3 (z. T. auch M_2 und M^2). Daß es sich hierbei nicht etwa um beispielsweise „krankhaft" bedingte Besonderheiten der Petersbucher Population handelt, ergibt sich daraus, daß ähnliche Bildungen auch an Großhamstern älterer Lokalitäten (z. B. Hundsheim, Koněprusy) zu beobachten waren, wenn auch nicht in so großer Zahl. Es scheint sich hierbei um einen Merkmalskomplex zu handeln, der allen pleistozänen Großhamstern in unterschiedlich starker Ausbildung eigen ist und erst bei deren jüngeren Vertretern zunehmend deutlich in Erscheinung tritt. Sollte es sich herausstellen, daß die erwähnten Sekundärgrate nur für Petersbuch oder Populationen dieser Zeit charakteristisch sind, so wird es evtl. notwendig sein, diese Form als eigene Unterart der pleistozänen Großhamster abzutrennen, wozu aber derzeit wegen der sonstigen Übereinstimmungen mit jenen meines Erachtens keine Veranlassung besteht.

Sowohl für die Maße und Proportionen, wie für eine Reihe von morphologischen Merkmalen bestehen zwischen der Petersbucher Form und dem rezenten *Cricetus cricetus* so starke Unterschiede, daß sie unmöglich als Unterarten ein und derselben Art betrachtet werden können. Viele rezente Arten oder gar Gattungen sind im Gebiß viel weniger unterschieden als diese beiden. Es ist daher nicht möglich, die Petersbucher Form dem rezenten europäischen *Cricetus cricetus* zuzuordnen; sie stellt eine selbständige Art dar.

4. Die phylogenetische Stellung des Petersbucher Hamsters

In einer ausführlichen Untersuchung über pleistozäne Cricetiden und Musteliden kam KURTÉN (1960) zu dem Ergebnis, daß es in diesen Gruppen eine mehrfache, klimatisch bedingte Größenzunahme und -abnahme gegeben habe. Bei den Cricetiden sind nach KURTÉN (1960, S. 17 und Fig. 1) die jeweils großen Varianten ein und derselben Chronocline den Kaltzeiten, die kleineren den Warmzeiten zuzuordnen. In der *Allocricetus*-Gruppe, in der es neben den Größenverschiebungen keine wesentlichen morphologischen Änderungen gibt, scheint dieser Zusammenhang sehr deutlich und gut belegbar (obwohl auch hier eine andere Interpretation möglich scheint). Für die Großhamster, deren ältere Vertreter KURTÉN (1960, S. 10) als *Cricetus runtonensis,* die jüngeren (S. 11) als *Cricetus cricetus major* bezeichnet (ohne auf den phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen näher einzugehen), konnte er sich ebenfalls nur auf die der Literatur zu entnehmenden Zahnreihen-Längen stützen. Analog zu den Ergebnissen bei *Allocricetus* glaubte er (S. 14) zeigen zu können, daß sich der rezente *Cricetus cricetus* unter einfacher Größenabnah-

me aus dem spätpleistozänen, mit jenem artlich übereinstimmenden *Cricetus cricetus major* entwickelt habe.

Ungeachtet der Frage, zu welcher Art pleistozäner Großhamster derjenige aus Petersbuch gehört (vgl. hierzu S. 79), ist hier folgendes festzustellen: Bei dieser Form handelt es sich angesichts der großen metrischen und morphologischen Differenzen nicht nur um eine eigene Art (vgl. S. 77), sondern es ist bei der morphologischen Spezialisierung auch höchst unwahrscheinlich, daß die komplizierte Petersbucher Art — hervorgegangen aus einfacher gebauten altpleistozänen Vorläufern — sich postglazial stark verkleinernd und vereinfachend zu *Cricetus cricetus* umbildete. Ein derartiger Vorgang stünde in starkem Gegensatz zu allen bisherigen Erfahrungen bei Entwicklungsabläufen in Chronoclinen fossiler Rodentia. Ferner handelt es sich bei etlichen der Großhamster (auch in Petersbuch) nicht um Elemente aus Kaltfaunen (v. KOENIGSWALD 1970, S. 429). Ich betrachte den Petersbucher Großhamster als eine spezialisierte Seitenlinie pleistozäner Cricetinen, die nicht zum rezenten *Cricetus cricetus* führte.

5. Zur Nomenklatur und Systematik der pleistozänen Großhamster

Es bleibt nunmehr zu entscheiden, ob die Petersbucher Form einer der bereits beschriebenen Großhamster zugeordnet werden kann und ob deren Unterscheidung berechtigt ist.

Das einzige Merkmal bei der unterartlichen Trennung des „*Cricetus frumentarius major*" vom rezenten *Cricetus cricetus (= frumentarius = vulgaris)* durch WOLDŘICH (1880, S. 25) war die Größe; auf morphologische Details des Gebisses oder Schädels ging er nicht ein. An der von WOLDŘICH gegebenen Abbildung (1880, Taf. 2, Fig. 23) fällt aber doch auf, daß die Umrisse der Molaren im Bereich der Haupthöcker stark ausgebuchtet sind; freilich soll die Abbildung, die auf die Zähne wenig Wert legte, nicht überstrapaziert werden, aber es ist doch bemerkenswert, daß gerade dieses Detail an den Molaren berücksichtigt wurde. Leider ist das Material von Vypustek/Mähren nicht auffindbar; nach freundlicher brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. R. MUSIL, Brno, vom 16. 6. 1970 ist über den Verbleib weder in Brno noch in Praha irgend etwas bekannt; auch weitere Grabungen seien in der Vypustek-Höhle derzeit nicht möglich. Von der aus diesen Gründen eigentlich erforderlichen Aufstellung eines Neotypus habe ich abgesehen, da mir die einschlägigen Materialien nicht hinreichend bekannt sind, doch sollte sie bei der notwendigen Revision der pleistozänen Großhamster vorgenommen werden.

Die Beschreibung des „*Cricetus vulgaris Runtonensis*" aus den Forest Bed Series von West Runton durch NEWTON (1909; nicht HINTON, wie es bei KURTÉN [1960, S. 10] heißt) gründete sich auf die vermeintlich größeren Maße gegenüber „*Cricetus frumentarius major*". Dabei wurden die Werte WOLDŘICH's (1880, S. 24) nicht richtig interpretiert: nur der Wert 9,5 bezieht sich auf den Schädel von Vypustek; LIEBE (1879, S. 10) gab für die Unterkieferzahnreihen von Vypustek die Werte 10,1 und 9,8 mm an. Ferner wies NEWTON für „*runtonensis*" auf das breite vordere Höckerpaar des M^1 und dessen „outward expansion" hin und schließlich auf das größere Alter: „If the "Forest Bed" specimen were of the same age as those described by Dr. WOLDŘICH, one would have little hesitation in referring them provisionally to the same subspecies" (NEWTON 1909, S. 113).

Später hat HELLER mehrfach (1930, S. 263; 1933, S. 62; 1936, S. 16; 1958, S. 43) betont, daß der Breite und Auswärtsbiegung des vorderen Höckerpaares am M^1 besondere Bedeutung zukommt, weshalb er an dem Namen „*runtonensis*" festhielt, während SCHAUB (1930) den älteren Namen „*major*" als für beide „Formen" gültig beibehielt.

Nachdem an dem Petersbucher Material gezeigt werden konnte, daß auch jüngere Großhamster das sehr breite und labialwärts verschobene vordere Höckerpaar besitzen und gewichtige metrische Unterschiede zwischen *runtonensis* und *major* nicht bestehen, gibt es keinen Grund, diese beiden noch länger als getrennte Taxa beizubehalten. Das höhere Alter von *runtonensis* ist ebenfalls kein Grund hierfür. *Cricetus runtonensis* Newton 1909 ist ein jüngeres Synonym zu *Cricetus major* Woldrich 1880.

Da von keinem der älteren Autoren die an der Petersbucher Form so auffälligen Sekundärgrate der letzten Molaren beschrieben wurden, besteht noch die Frage, ob es sich bei dieser nicht um ein selbständiges Taxon handelt. Wie früher (S. 77) bereits erwähnt, wurden ähnliche Bildungen auch an Großhamstern anderer Lokalitäten (Hundsheim, Koněprusy) beobachtet, wenn auch nicht in so großer Zahl wie in Petersbuch. Es handelt sich demnach um ein Merkmal, das offenbar zu den spezifischen Bildungen bei *Cricetus major* gehört; es scheint bei der Petersbucher Population besonders deutlich ausgeprägt zu sein, was jedoch nicht ausreicht, sie als selbständige Art oder Unterart von *Cricetus major* zu trennen. Andererseits zeigt sich darin wohl eine Entwicklungstendenz dieser Gruppe, wodurch deren Petersbucher Vertreter als Vorfahre des rezenten *Cricetus cricetus* nicht in Betracht kommt. *Cricetus cricetus* muß von einem weniger spezialisierten, vielleicht älteren Vertreter der Gattung *Cricetus* abgeleitet werden.

Es bleibt natürlich die Möglichkeit bestehen, daß der rezente *Cricetus cricetus* von einem älteren, morphologisch noch weniger stark spezialisierten, jedoch bereits großen Vertreter des *Cricetus major* abstammt. Die hier vorgelegte Untersuchung zeigt aber, daß an der Interpretation von KURTÉN gewisse Zweifel zu äußern sind. Diese noch offenen Fragen können nur durch eine dringend notwendige gründliche Revision der pleistozänen *Cricetus*-Formen auf der Grundlage aller verfügbaren Materialien geklärt werden. Dabei sollten aber nicht nur die Größenverhältnisse und -schwankungen, sondern auch die Gebißmorphologie berücksichtigt werden.

Die pleistozänen Hamster-Verwandten mit ihrer recht guten Dokumentation dürften eines der wenigen Beispiele sein, an dem die von KURTÉN angenommene, durch klimatische Einflüsse bedingte mehrfache Größenzunahme und -abnahme in einheitlichen Chronoclinen hinreichend zu überprüfen ist. Für die Entwicklung des kleineren, einfach gebauten *Cricetus cricetus* aus dem großen, morphologisch differenzierten *Cricetus major* kann ich aufgrund odontologischer Detailuntersuchungen der Vorstellung KURTÉN's nicht zustimmen.

FAHLBUSCH, V.: Pliozäne und Pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. — Acta Zool. Cracoviensia, 14, 99—137, 4 Abb., 11 Taf., Kraków 1969 (compl. engl. transl. Warsaw 1972).

HELLER, F.: Eine Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). — N. Jb. Miner. etc., Beil.-Bd. 63, B, 247—298, 27 Abb., 5 Taf., Stuttgart 1930.

HELLER, F.: Ein Nachtrag zur Forest-Bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). — Cbl. Miner. etc., 1933, B, 60—68, 4 Abb., Stuttgart 1933.

HELLER, F.: Zur Diluvialfauna des Fuchsenloches bei Siegmannsbrunn, Ldkr. Pegnitz. — Geol. Bl. NO-Bayern, 5, 49—70, 2 Abb., 1 Taf., Erlangen 1955.

HELLER, F.: Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 107, 1—102, 75 Abb., 3 Tab., 3 Taf., Stuttgart 1958.

KOENIGSWALD, W. v.: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 10, 407—432, 40 Abb., München 1970.

KURTÉN, B.: Chronology and Faunal Evolution of the Earlier European Glaciations. — Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn., 21, 1—62, 10 Abb., 20 Tab., Helsingfors 1960.

LIEBE, K. TH.: Die fossile Fauna der Höhle Vypustek in Mähren nebst Bemerkungen betreffs einiger Knochenreste aus der Kreuzberghöhle in Krain. — Sitz.-Ber. Akad. Wiss., I. Abt., 79, 1—19, Wien 1879.

NEWTON, E. T.: Hamster remains from the Norfolk Forest Bed. — Geol. Mag., N. S. Dec. 5, 6, 110—113, 1 Abb., London 1909.

SCHAUB, S.: Quartäre und jungtertiäre Hamster. — Abh. Schweiz. Paläont. Ges., 49, 1—49, 27 Abb., 2 Taf., Basel 1930.

WOLDŘICH, J. N.: Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde. — Sitz. Ber. Akad. Wiss., I. Abt., 82, 1—60, 4 Taf., Wien 1880.

Tafelerklärungen

Tafel 4
alle Figuren × 10

Fig. 1—14: *Cricetus major* WOLDŘICH, Mittelpleistozän, Petersbuch 1
1: li. M_1, BSM 1963 XIV 167
2: li. M_1, BSM 1963 XIV 168
3: re. M_2 (invers), BSM 1963 XIV 201
4: re. M_2 (invers), BSM 1963 XIV 197
5: re. M_2 (invers), BSM 1963 XIV 198
6: li. M_2, BSM 1963 XIV 186
7: li. M_3, BSM 1963 XIV 208
8: re. M_3 (invers), BSM 1963 XIV 227
9: re. M_3 (invers), BSM 1963 XIV 247
10: li. M_3, BSM 1963 XIV 214
11: re. M_3 (invers), BSM 1963 XIV 241
12: re. M_3 (invers), BSM 1963 XIV 230
13: li. M_3, BSM 1963 XIV 210
14: li. M_3, BSM 1963 XIV 220

Fig. 15—16: *Cricetus cricetus* L., rezent, Rheinhessen
15: li. M_{1-3}, ZSM 1913/578
16: li. M_{1-3}, ZSM 1913/658 (dasselbe Individuum wie Taf. 5, Fig. 13)

Tafel 5
alle Figuren ×10

Fig. 1—12: *Cricetus major* WOLDŘICH, Mittelpleistozän, Petersbuch 1
1: li. M^1, BSM 1963 XIV 255
2: re. M^1 (invers), BSM 1963 XIV 256
3: re. M^1 (invers), BSM 1963 XIV 263
4: re. M^2 (invers), BSM 1963 XIV 284
5: li. M^2, BSM XIV 273
6: li. M^2, BSM 1963 XIV 274
7: li. M^3, BSM 1963 XIV 297
8: re. M^3 (invers), BSM 1963 XIV 307
9: li. M^3, BSM 1963 XIV 296
10: re. M^3 (invers), 1963 XIV 310
11: re.M^3 (invers), 1963 XIV 308
12: re. M^3 (invers), 1963 XIV 316
Fig. 13—14: *Cricetus cricetus* L., rezent, Rheinhessen
13: li. M^{1-3}, ZSM 1913/658 (dasselbe Individuum wie Taf. 4, Fig. 16)
14: li. M^{1-3}, ZSM 1913/724